Caldasia 23(1): 261-267

MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ABUNDANCIAS EN COMUNIDADES DE BRIÓFITOS

JAIME URIBE M.
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. juribem@ciencias.unal.edu.co

OSCAR ORREGO
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. osorrego@yahoo.com

RESUMEN

Se presentan los resultados del análisis de la distribución de abundancias en comunidades de briofitos en bosques relictuales de la zona cafetera. Se eligieron cuatro bosques con tamaños entre 1 y 4 ha. Los bosques están rodeados por pastizales y cafetales. El ajuste a los diferentes modelos se hizo mediante la prueba de bondad de ajuste χ^2. Dos bosques se ajustaron a la serie logarítmica, uno al modelo lognormal y el último se ajustó tanto a serie logarítmica como a lognormal. Se discute si estos modelos tienen validez para determinar grados de disturbio y se enfatiza en su utilidad para describir como está estructurada la comunidad. Se procura explicar estos ajustes mediante la observación del estado de conservación de los bosques.

Palabras clave. Briófitos, distribución de abundancias, Quindío.

ABSTRACT

We present the results of an abundance distribution analysis in bryophytes communities in forests patches in Quindío, Colombia; in four remnant forests between one to four ha; the forests are surrounded by coffee crop and pastures. The fit to the different models was made with the good-of fit test χ^2. Two forests fit to logaritmic series, one to lognormal model and last one to logaritmic series as lognormal model. We discussed the validity of this analysis for determination of disturbance levels; moreover, we emphasized its usefulness for description of how communities are structured.

Key words. Bryophytes, abundance distribution, Quindío.

INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies en una comunidad está determinada por múltiples factores tanto bióticos como abióticos. Al estimar esta diversidad se deben tener en cuenta todos estos factores. Sin embargo, los ecólogos han encontrado que en términos muy simples la diversidad de especies tiene dos componentes que revisten mayor importancia: la riqueza de especies y la equidad, es decir, la distribución de la abundancia de cada una de esas especies (Krebs 1999).

Cuando se organizan las especies de una comunidad de acuerdo a sus abundancias, de la más a la menos abundante, surgen unos patrones que pueden ser explicados estadísticamente, en otras palabras se obtiene una curva que puede ser ajustada a un modelo de distribución. Se ha encontrado que los datos hasta ahora analizados se ajustan generalmente a cuatro modelos: Serie geométrica, serie logarítmica, distribución lognormal, modelo de Palo quebrado (Whittaker 1972, Magurran 1989)

Una justificación ecológica que hace que los modelos de distribución de abundancias se consideren como la descripción matemática más completa de los datos de una comunidad, es que éstos se pueden considerar en términos de reparto de los recursos disponibles (Magurran 1989), donde la abundancia de una especie equivale a la porción de nicho que prefiere u ocupa (Whittaker 1972). Hugues (1986) argumenta que esta aproximación no tiene justificación teórica, sin embargo, Krebs (1999), dice que sería prematuro descartar cualquiera de estas aproximaciones dado que se pueden usar en estudios de diversidad. Los modelos de distribución de abundancias son una herramienta poderosa tanto para describir la estructura de una comunidad como para comparar comunidades y, últimamente, como indicadores de disturbio (Hill & Hamer 1998)

Nummelin (1998) discute el valor de estos modelos para determinar el grado de disturbio de una comunidad, dado que la distribución de las abundancias está mostrando su grado de equilibrio en cuanto al uso del recurso y una comunidad disturbada puede estar en equilibrio, si la perturbación es mantenida por un largo período de tiempo (Shmida & Wilson, 1985). O por el contrario, una comunidad que no está disturbada puede no ajustarse al modelo lognormal. Ahora bien, un ajuste a la serie logarítmica puede resultar por efecto del muestreo o por efecto estocástico, o puede simplemente estar describiendo pequeñas muestras de una comunidad más grande que es lognormal (Hugues 1986).

En este trabajo se presentan los resultados de un estudio de las comunidades de briofitos (musgos y hepáticas) en tres bosques relictuales de la zona cafetera del departamento del Quindío. Se definió la comunidad desde el punto de vista taxonómico, es decir individuos que viven en un mismo lugar, pertenecen a una misma jerarquía taxonómica y comparten el mismo sustrato. Los bosques en estudio presentan diferentes grados de perturbación, por lo que se propone la utilización de los modelos de distribución para determinar si es posible cuantificar en algún grado este disturbio.

Los briofitos epifiticos son un grupo de plantas altamente sensibles a condiciones micro ambientales. Los factores ambientales que más afectan a la comunidad de briofitos son la luz, la humedad relativa y la temperatura (Thiers 1988); por lo que son muy susceptibles a cambios en estas condiciones debidos a perturbación de los bosques (Gradstein 1992). Esto hace que, determinar los cambios que hayan ocurrido en las comunidades de briofitos epifiticos sea importante para poder descubrir en que medida la perturbación del bosque las afecta y poder de alguna manera cuantificar el grado de perturbación.

SITIO DE ESTUDIO

La zona de estudio se localizó entre 1400m y 1750m en la zona cafetera del Departamento del Quindío, ubicado en el flanco occidental de la cordillera Central colombiana. Es una región de cultivo de café, pastos para ganadería semi-intensiva y algunos guaduales, al igual que pequeños parches de vegetación. El piso altitudinal corresponde al premontano y la zona de vida según Holdridge es bosque muy húmedo premontano bmh-P (Espinal 1990), con una temperatura media anual que varía entre 18-24 °C. La región presenta un clima con régimen bimodal, húmedo y muy húmedo **M-MH**, influido por la zona de convergencia intertropical.

MÉTODOS

Muestreo

Se realizaron cuatro levantamientos de 0.1ha en 3 parches de bosque escogidos con base en tamaño, estructura y orden público, en el piedemonte de la zona cafetera (1400-1750 m.) (**Tabla 1.**). En cada uno se delimitó un área rectangular de 50x20m, en cuyo interior se seleccionaron 4 árboles como base para el estudio de briofitos epífitos y con criterios de selección tales como: altura semejante, localización alejada del borde del bosque, y accesibilidad al dosel (Wolf 1995); debido a la ausencia de especies arbóreas dominantes, los forofitos escogidos pertenecieron a diferentes especies.

Posteriormente se realizó una zonificación vertical de cada árbol, según lo propuesto por Monfoort y Ek (1990). En este trabajo se excluyeron las zonas de la periferia del dosel, debido al riesgo que representaba la exploración de las ramas externas por no existir árboles emergentes cercanos. Se usaron técnicas de escalada modificadas para el ascenso a árboles (ter Steege & Cornelissen 1988).

En cada zona vertical del árbol se ubicaron tres cuadrantes, correspondientes a la estimación de área mínima para los árboles de la zona cafetera del Quindío, previa exploración general de la brioflora presente en el área. Todos los musgos y hepáticas fueron colectados. Para registrar las diferencias en la composición de las comunidades de briofitos fue necesario utilizar espacios de tamaño fijo para todo el muestreo, cuadrantes de 40cm x 40cm (UNIDAD DE MUESTREO). Los cuadrantes estaban delimitados por una malla flexible dividida en 100 cuadrados, cada uno de ellos con un área de 16 cm^2. Debido a la imposibilidad para diferenciar los individuos en briofitos, la cobertura se tomó como medida de importancia (Gauch 1982) estimada como porcentaje de ocupación de cada briofito diferenciable en el cuadrante.

La determinación de los especimenes colectados se llevó a cabo en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Una vez secas las muestras, se utilizaron las claves generales de Churchill & Linares (1995) y Sharp, et al. (1994) para musgos, y para hepáticas se utilizaron las claves de Uribe & Aguirre (1997) y Gradstein et al.(en prensa); también se consultaron artículos acerca de nuevos registros, revisiones parciales, especies dudosas y demás aspectos taxonómicos. Los especimenes determinados se encuentran depositados en el Herbario Nacional Colombiano COL.

Tabla 1. Levantamientos de briofitos en la zona cafetera del Quindío.

Levantamiento	Nombre finca	Municipio	Altura (m)	LAT. Norte	LON. Oeste
1	San Agustín (porción de bosque entresacada)	Circasia	1700	4°38'	75°39'
2	San Agustín (porción de bosque conservada)	Circasia	1700	4°38'	75°39'
3	San Pedro	Armenia	1450	4°35'	75°38'
4	Calamar	Circasia	1400	4°35'	75°42'

Modelos

Aunque la distribución de las abundancias puede ser descrita mediante varias familias de distribuciones, para los estudios de diversidad se han utilizado principalmente cuatro modelos: la serie geométrica, la serie logarítmica, la normal logarítmica y el modelo de palo quebrado (Magurran 1989). Los modelos nos están mostrando los patrones que surgen cuando se organizan las especies de acuerdo a sus abundancias de mayor a menor. Al graficar estas abundancias los modelos van desde la serie geométrica, en la cual unas pocas especies son muy abundantes y las restantes son prácticamente raras, hasta el modelo de barra partida, en el cual las especies son todas tan igualmente abundantes que se podría decir que no existe dominancia de alguna. En el rango intermedio de estos dos extremos están las series: logarítmica y lognormal, en las cuales existen unas pocas especies dominantes, una mayoría con abundancias medias y un grupo pequeño de especies raras.

Es necesario partir de un arreglo en clases de frecuencia de los datos observados. Las clases de frecuencia se denominan octavas y se expresan en $\log_2$. Para los cálculos se tomaron las medidas de cobertura de cada especie. El ajuste de una serie de datos a un modelo se determina mediante pruebas de bondad de ajuste no paramétricas, en este trabajo se escogió la prueba χ^2 (Chi cuadrado) debido a su amplia aceptación y a la satisfacción de sus resultados. El nivel de significación mínimo fue $\alpha = 0.05$.

Para los cálculos se usaron las ecuaciones propuestas por Magurran (1989) y Ludwig & Reynolds (1988), las cuales se presentan a continuación:

Modelo de serie geométrica (Magurran 1989)

$$n_i = NC_k k(1-k)^{i-1}$$

n_i número de individuos de la especie de la iésima posición de abundancia
N número total de individuos
C_k constante $= [1-(1-k)^S]^{-1}$
S número de especies

Modelo de serie logarítmica (Magurran 1989)

$$S = \alpha\,[-\ln(1-x)]$$

x estimado por la ecuación iterativa de $S/N = (1-x)/x[-\ln(1-x)]$
N número total de individuos $= \alpha \ln(1+N/\alpha)$
α índice de diversidad $= \dfrac{N(1-x)}{x}$

$$\mathrm{Var}(\alpha) = \frac{\alpha}{-\ln(1-x)}$$

Modelo de lognormal (Ludwig & Reynolds 1988)

$$S(R) = S_o e^{(-a^2 R^2)}$$

$S(R)$ número de especies en la R-ésima octava desde la moda
S_o estimador del número de especies en la octava modal
a medida inversa de la amplitud de la distribución, relacionada con la desviación estándar medida =

$$\sqrt{\frac{\ln[S(0)/S(R_{\max})]}{R_{\max}^2}}$$

$S(0)$ número observado de especies en la octava modal.
$S(R_{max})$ número de especies observado en la octava más distante de la modal.

Serie de Palo quebrado (Magurran 1989)

$$S(n) = [S(S-1)/N](1-n/N)^{S-2}$$

$S(n)$ número de especies en la clase de abundancia que presenta n individuos
S número total de especies
N número total de individuos

RESULTADOS

Mediante un análisis de ordenamiento se observó que ni las unidades muestrales, ni las zonas de cada árbol se comportaban como grupos independientes, por lo que se decidió utilizar los datos totales por levantamiento para el análisis de distribución de abundancias (Orrego 2000). Los resultados se presentan en la tabla 2, para cada serie estudiada se muestran el valor de χ^2, los grados de libertad, como son definidos para cada serie y el valor de p, según las tablas de Zar (1999).

Tabla 2. Ajuste de los cuatro levantamientos a las series, según la prueba χ^2

Levantamiento	Serie geométrica			Serie Logarítmica			Lognormal			Palo quebrado		
	χ^2	gl	P	χ^2	gl	p	χ^2	gl	p	χ^2	gl	p
1	933.99	56	>0.05	7.23	10	<0.05	38.74	9	>0.05	91.55	7	>0.05
2	187.52	60	>0.05	12.5	9	<0.05	17.44	8	>0.05	34.45	8	>0.05
3	640.2	35	>0.05	16.04	10	<0.05	13.11	9	<0.05	78.30	9	>0.05
4	253.8	55	>0.05	20.25	9	>0.05	5.99	8	<0.05	20.34	8	>0.05

Los levantamientos 1 y 2 se ajustan a la serie logarítmica, el levantamiento 3 se ajustó tanto a serie logarítmica como a serie lognormal y el levantamiento cuatro se ajustó a serie lognormal.

DISCUSIÓN

El ajuste de un grupo de datos a alguno de los modelos de distribución de abundancias debe permitirnos conocer la organización de la comunidad, potencialmente también debería producir información fundamental sobre el nicho de las especies o sobre la repartición de los recursos ambientales disponibles.

Si aceptamos la propuesta de Hill & Hamer (1998) en el sentido de que una comunidad con un cierto nivel de disturbio se ajusta a la serie logarítmica y una comunidad no perturbada se ajusta a la serie lognormal, podríamos decir, entonces, que las comunidades de San Agustín 1 y 2 están perturbadas, es decir, no están en equilibrio; mientras que San Pedro estaría en un nivel más alto de equilibrio, sin dejar de estar disturbada y finalmente tendríamos la comunidad de Calamar, la cual se encuentra en equilibrio.

Orrego (2000) encontró que los aspectos estructurales más importantes de los bosques para el establecimiento de una comunidad de briofitos rica en especies y diversa son: presencia de un sotobosque denso y un dosel estratificado y heterogéneo. Ahora bien, si nosotros tenemos en cuenta estos aspectos del estado de los bosques en estudio, podremos analizar mejor los resultados de la distribución de las abundancias de las especies.

Los levantamientos del bosque de San Agustín, a pesar de presentar una zona en buenas condiciones (San Agustín 2), con sotobosque más o menos denso y dosel estratificado se ajustan a la serie logarítmica lo que nos esta indicando que la comunidad de briofitos no se encuentra en equilibrio, debido, tal vez, a que el disturbio ha sido muy fuerte. Este ajuste a serie logarítmica también se puede deber a que los muestreos realizados están describiendo muestras pequeñas de una comunidad más grande, que en realidad es lognormal (Hugues 1986).

El bosque de Calamar es el que se encuentra en mejor estado de conservación, ya que se ha dejado quieto por varios años. Presenta un dosel estratificado y heterogéneo y un sotobosque muy denso. Así que su ajuste a la distribución lognormal concuerda con la propuesta de Hill & Hammer (1998), es decir esta es una comunidad en equilibrio y en donde se presenta la menor dominancia y la máxima equidad; esto nos mostraría una comunidad muy estable y en buenas condiciones.

El hecho de que la comunidad de San Pedro se ajuste a dos series al mismo tiempo, podría explicarse por que es un bosque sometido a entresaca continua y ahora esta siendo recuperado. El ajuste a la serie logarítmica se puede deber a la dominancia de unas muy pocas especies (7.5 según el índice de Hill, Orrego 2000) y el ajuste a la serie lognormal a que presenta un dosel muy homogéneo y por lo tanto la comunidad de briofitos puede encontrarse en equilibrio.

En San Pedro tenemos un bosque con unas características muy particulares, tiene un dosel homogéneo, no presenta sotobosque, es muy pequeño; a esas características se puede deber el hecho que tenga el menor número de especies y los índices de riqueza más bajos, presente los niveles más altos de concentración de la dominancia en muy pocas especies, como lo muestra el índice de Simpson de 0.132 (Orrego 2000); podríamos pensar también que, precisamente, debido a estas condiciones es que resulta ajustado a dos modelos al tiempo. Por un lado presenta una alta dominancia de pocas especies (serie logarítmica) y por otro lado presenta un dosel homogéneo que podría hacer que la comunidad de briofitos tenga cierto equilibrio (serie lognormal). Es interesante también que este bosque fue el único que presentó estratificación vertical, mientras que en los demás las zonas verticales no existen y las especies pueden ocupar cualquier lugar a lo largo del fuste, inclusive, especies de la parte baja del tronco se encontraron en las ramas altas.

En conclusión, estudiar sólo un aspecto de la diversidad, la distribución de abundancias, es muy útil para describir el estado de una comunidad, sin embargo, puede llevar a conclusiones erróneas si no se combina con los otros aspectos de la diversidad, como la riqueza. Por ejemplo, el bosque de San Agustín 2 resulta ajustado a serie logarítmica, indicando desequilibrio y disturbio, sin embargo, es el más rico en especies (Orrego & Uribe 2000).

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, por las facilidades de laboratorio y herbario y al Instituto Alexander von Humboldt por la financiación del proyecto. A Marcela Zalamea por la consecución de literatura, a Susana Rodríguez B. por la colaboración en la fase de campo y la lectura crítica del manuscrito. A Raquel Cobos y Aida Vasco por la lectura y discusión del manuscrito. A dos evaluadores anónimos que mejoraron sustancialmente el trabajo con sus valiosos comentarios.

LITERATURA CITADA

CHURCHILL, S. P. & LINARES, E. 1995. Prodromus Bryologiae Novo Granatensis. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Biblioteca "José Jerónimo Triana" 12, Santafé de Bogotá. Colombia. 924 p.

CORNELISSEN, J. H. C. & STEEGE, H., ter. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. Journal of Tropical Ecology 5: 131-150.

GAUCH, H. G., JR. 1982. Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge University Press, New York. U. S. A. 297 p.

ESPINAL, L. S. 1990. Zonas de Vida de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. Medellín. 121 p.

GRADSTEIN, S. R. 1992. The vanishing tropical rain forest as an environment for bryophytes and lichens. In: Bates, J. W. & Farmer, A. M. (eds.) Bryophytes and Lichens in a changing environment. Claredon Press, Oxford, pp. 234-258

GRADSTEIN, S. R., SALAZAR, N. & CHURCHILL, S. P. (en prensa) A Guide to the Bryophytes of Tropical America. Mem. New York Bot. Gard. 150 p.

HILL, J. K. & HAMER, K. C. 1998. Using species abundance models as indicator of habitat disturbance in tropical forests. Journal of Applied Ecology 35: 458-460.

HUGUES, R. G. 1986. Theories and Models of Species Abundance. Am. Nat. 128 (6): 879-899

KREBS, C. J. 1999. Ecological Methodology. Benjamin/Cummings, Menlo Park. U. S. A. 620p.

LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York. 337 p.

MAGURRAN, A. E. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedrá, Barcelona. 200 p.

MONTFOORT, D. & EK, R. C. 1990. Vertical distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in a lowland rain forest in French Guiana. Institute of Systematic Botany, Utrecht. 56p.

NUMMELIN, M. 1998. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. Journal of Applied Ecology 35: 454-457

ORREGO, O. 2000. Diversidad de briofitos en bosques relictales de la zona cafetera del Departamento del Quindío. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Inédito

ORREGO, O. & URIBE, J. 2000. Diversidad de Briofitos en Bosques de la Zona Cafetera. Rev. Acad. Comb. Cienc. En prensa.

SHARP, A. J., CRUM, H., ECKEL, P. M. (eds.). 1994. The Moss Flora of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 69: 1-113.

SHMIDA, A. & WILSON, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography 12: 1-20

THIERS, B. M. 1988. Morphological adaptations of the Jungermanniales (Hepaticae) to the tropical rainforest habitat. J. Hattori Bot. Lab. 64:5-14

TER STEEGE, H. & CORNELISSEN, J. H. C. 1988. Collecting and studying bryophytes in the canopy of standing rain forest trees. En: J. M. Glime (ed.), Methods in bryology. Proc. Bryol. Meth. Workshop, Mainz. p. 285-290. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.

URIBE, J. & AGUIRRE, J. 1997. Clave para los géneros de hepáticas de Colombia. Caldasia 19:13-27.

WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21(2/3): 213-251

WOLF, J. H. D. 1995. Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550-3670 m), Central Cordillera, Colombia. Selbyana 16(2): 185-195.

ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, inc. New Jersey, U.S.A. 663p.

Recibido: septiembre 13/2000
Aceptada: febrero 20/2001